

**Vekstvariasjon for årsyngel av
ørret, *Salmo trutta*, i relasjon til
fisketetthet.**

Bjørn Otto Dønnum

Cand.scient oppgave i zoologi



Universitetet i Oslo
Biologisk institutt

2007

Forord

Først og fremst vil jeg rette en stor takk til Dr. Philos Erik Heibo og Dr. Scient Kjartan Østby for at jeg har fått tilgang til datamaterialet som ligger til grunn for denne hovedfagsoppgaven. Erik skal også ha en stor takk for nyttig innspill i forbindelse med databearbeiding og analysen av data. Min veileder professor Leif Asbjørn Vøllestad fortjener stor honnør. Han har gitt meget viktige kommentarer og alle mine spørsmål er besvart med stor faglig tyngde. Thrond Haugen på NIVA har også gitt verdifull hjelp i forbindelse med statistikkbearbeiding av data.

Å skrive en hovedfagsoppgave er ikke enkelt og kombinere med familie og jobb. Min kone Elisabeth har gitt meg de beste muligheter slik at jeg skulle komme i mål, og det har ikke blitt mye tid til Mari og Thomas når de kom hjem fra skolen. Tusen takk for at dere har stilt opp! Fleksibiliteten som min arbeidsgiver, NJFF-Akershus, har gitt meg setter jeg også stor pris på.

Bjørn Otto Dønnum

Juni 2007

Sammendrag

I dette studiet har jeg undersøkt i hvilken grad lengdefordelingen for 0+ ørret *Salmo trutta* ved vekstsesongens slutt kan forklares med variasjon i tetthet (0+, eller eldre ørret) og ulike miljøvariabler som varierer mellom år og mellom stasjoner. Det er i de siste årene funnet flere eksempler på at lengdevekst er negativt korrelert med tetthet, og at dette kan være en viktig faktor i reguleringen av laksefiskbestander. Studien er gjennomført i Grobruelva i Lier kommune. Datamaterialet er samlet inn på 9 stasjoner i perioden 1995-2001. All fisk ble lengdemålt og satt levende tilbake i elva. Tetthet av 0+ og tetthet $\geq 1+$ ble estimert etter Zippins metode med 3 ganger overfiske pr stasjon. Det var stor variasjon i både tetthet og lengde og 82 % av denne variasjonen kan forklares av variasjonen mellom år og mellom stasjoner. Jeg fant en svak, men signifikant negativ effekt av 0+ tetthet på lengdefordelingen av 0+ ved vekstsesongens slutt ($r^2=0.26$, log-log transformerte data for lengde og tetthet), men ingen signifikant effekt av $\geq 1+$ ørret. En modell med 0+ tetthet, julitemperatur og bredden på kantsone forklarte 42 % av variasjonen i materialet. Temperaturen hadde en svak positiv effekt på veksten. Kantsonebreddens innvirkning var størst ved middels bredde. Forskjellen i forklaringsgrad mellom år-stasjons modellen og modellen med 0+tetthet, julitemperatur og kantsonebredde kan relateres til andre variabler som jeg ikke har data for og til for dårlig presisjon for de fysiske variablene som er benyttet.

Sammendrag	1
1. Innledning.....	3
2. Områdebeskrivelse	7
3. Materialet og metoder	9
4. Resultat	16
5. Diskusjon	20
6. Konklusjon.....	23
Referanser.....	24
Appendix 1.....	27

1. Innledning

Vekst er viktig med tanke på å maksimere fitness for et individ. Dette er spesielt viktig hos fisk som har indeterminert vekst (Post, Parkinson et al. 1999). Vekst kan påvirke alder ved modning og kroppsstørrelse ved modning (Wootton 1991) på en positiv måte slik at fekunditeten (for hunnfisken) øker. Individuer med lav vekstrate er utsatt for størrelsesselektive predatorer (for eksempel stor ørret, *Salmo trutta*) i et lengre tidsrom enn individer med høy vekstrate (Jenkins, Diehl et al. 1999). Høy vekst gir også individer et konkurransefortrinn i forhold til individer med lavere vekst. Spesielt vil dette gjelde for organismer med territoriell atferd slik som ørret (Elliott 1994). I følge teorien om optimalt næringsinntak, velger ørret territorier med størst mulig netto energiinntak (Fausch 1984; Grant and Kramer 1990), og store individer kan lettere utkonkurrere mindre individer i kampen om de beste territoriene (Kalleberg 1958). Med økende tetthet synker normalt territoriестørrelsen (Grant and Kramer 1990). Det blir økende frekvens av aggressive interaksjoner mellom individene og det vil være en fordel å være så stor som mulig for å holde på territoriet (Kalleberg 1958). Lav vekst påvirker også mortalitet (og eventuelt emigrasjon) på den måten at de minste individene først forsvinner.

Hva påvirker veksten?

Vekst styres av en rekke faktorer, både biotiske og abiotiske. De viktigste abiotiske faktorene som påvirker vekst og yngeltetthet er temperatur (Jensen 1990; Lobón-Cervía and Mortensen 2005), vannføringsregimet (Elliott, Hurley et al. 1997; Lobón-Cervía and Mortensen 2005), oppvekstområdenes kvantitet og kvalitet (Crisp 2000). Temperaturen styrer hvor raskt næring kan omsettes til vekst for fisk som er eksoterme organismer (Elliott 1994). I følge Elliott ((Elliott 1994)) har ørret et vekstoptimum rundt ca 14°C og veksten avtar og stopper helt opp ved ca 19 °C. Vannføringsregimet i et vassdrag (forholdene mellom flom, minimumsvannføring, lengden på minimumsvannføring etc.) bidrar til å variere leveområdene mye i løpet av en sesong og mellom ulike år. I løpet av vekstsesongen er det spesielt perioder med lav vannføring som gir innvirkninger på ørret (Elliott, Hurley et al. 1997). Lav vannføring gir normalt redusert vanndekket areal (og

reduserte leveområder) og det forandrer kvaliteten på leveområdet fordi vannhastighet og dybde forandrer seg med lavere vannføring.

Siden laksefisk er territoriell er det rimelig å anta at kvaliteten på leveområdene har stor innvirkning på vekst. God habitatkvalitet gir i følge teorien god vekst (Fausch 1984; Grant and Kramer 1990). Dette betinger dog at fisken ikke forflytter seg over lengre strekninger, for eksempel ut fra det studieområdet man velger. Det er flere studier som tyder på at laksefisk (spesielt i de tidlige årsklassene) er stedbundne (Bachman 1984; Rodriguez 2002; Vøllestad, Olsen et al. 2002; Torgersen 2006).

Av de biotiske faktorene som styrer variasjon i vekst og yngeltetthet er tilgang på mat, intra- og interspesifikk konkurranse og predasjonsrisiko de viktigste (Crisp 2000,). Økende tetthet kan gi økende behov for å allokere energi til forsvar av den enkelte fisks territorium (Cren; Fausch 1984; Grant and Imre 2005). For å forsøke å opprettholde vekstraten må den økte ressursbruken kompenseres med økt energiinntak, og det kan gi utslag i lavere vekst og eller økt utvandring/dødlighet (Grant and Imre 2005). Tetthetsavhengig vekst hos ørret er funnet i flere studier (Jenkins, Diehl et al. 1999; Vøllestad, Olsen et al. 2002; Lobón-Cerviá 2005), både feltstudier og eksperimenter. I disse studiene er effekten på veksten for årsyngel av ørret slik at veksten reduseres med økende tetthet.

I en eksperimentell studie med ørret fant Jenkins et. al de samme effektene (Jenkins, Diehl et al. 1999). Det var en klar negativ sammenheng mellom lengdefordelingen for 0+ og tetthet. De fant også at det var en klar effekt på vekst mellom år og mellom soner, men ikke mellom stasjonene. Den største effekten på vekst fant Jenkins et.al (1999) i eksperimentelle kanaler hvor tetthet og bestandssammenheng ble aktivt manipulert. I feltobservasjonene de gjorde i Mammoth Creek fant de også tetthetsavhengige effekter på lengdevæksten. Imre og Grant fant klare sammenhenger mellom 0+ vekst og tetthet av 0+ i en populasjon av laks *Salmo salar* i Catamaran Brook i New Brunswick i Canada (Imre, Grant et al. 2005). I en sammenligning av 3 ørretpopulasjoner i små vassdrag fant Lobon Cervia (Lobon-Cervia 2007) en negativ sammenheng mellom vekst og tetthet. Vekst var

negativt korrelert med tetthet (best beskrevet av en log-log kurve). Effekten av tetthet på vekst var størst ved lave tettheter som kan forklares med at det er størst konkurranse om de beste standplassene og at det er størst forskjell i næringstilgang mellom de beste og de nest beste standplassene.

Høye tettheter av 1+ og større individer kan medføre økt predasjon på 0+ (Vik, Borgstrøm et al. 2001) og ved høye tettheter av 1+ og større fisk vil det være en fordel for 0+ å vokse fort slik at de kan vokse ut av "predatorvinduet" (Jenkins, Diehl et al. 1999). Nordwall et al (Nordwall, Näslund et al. 2001) fant en tetthetsavhengig effekt av både 0+tetthet og tetthet av 1+ og større fisk på 0+ vekst i et datamaterialet fra det svenske elfiskeregisteret (SERS).

Det er med andre ord flere studier som viser at lengdeveksten i løpet av en sesong er negativt korrelert med 0+tetthet, og at denne effekten er størst ved lav tetthet (< 1 fisk pr m^2). For å kunne påvise tetthetsavhengige effekter er det i følge Jenkins et.al (1999) viktig med data som varierer mellom lav tetthet og opp til høy tetthet.

Ørretbestanden i Grobruelva kan karakteriseres som en storørretbestand (definisjon: markert vekstskifte og stor andel av fisken som går over til å bli fiskespisende) med høy fekunditet (opp mot 15 egg pr m^2 elveareal, (Østbye and Heibo 2000)) i forhold til tilgjengelig gyte- og oppveksthabitat. Oppgangen av stor gytefisk varierer en del, og det samme gjør bruken av de forskjellige gyteplassene og det vil kunne gi opphav til tetthetsvariasjon som spenner fra lav-høy tetthet. Det er ingen andre fiskearter som konkurrerer om føde eller som kan opptre som predatorer noe som også bidrar til å redusere antallet forklaringsvariabler i forhold til vekst(Näslund, Degerman et al. 1998). Elva er relativt liten (lengde ca 1600 meter) og gjennomsnittsbredde på ca 3.5 meter. Studieområdet er allikevel stort nok til å fange opp variasjon i vekst, uten å tilføre usikkerhet om det finnes flere subpopulasjoner innen elva som bidrar til forskjeller i veksten (Jenkins, Diehl et al. 1999). For å kunne fange opp årsvariasjoner er det viktig med lange nok tidsserier (Jenkins, Diehl et al. 1999) som kan fange opp denne variasjonen. Med et datamateriale på 7 år med 9 stasjoner mener jeg det burde være gode muligheter for å kunne avdekke tetthetsavhengig vekst i ørretbestanden i Grobruelva.

Målsetning med oppgaven:

I denne oppgaven vil jeg forsøke å finne ut om det er variasjon i lengdefordelingen av 0+ ved vekstsesongens slutt, og om denne variasjonen kan beskrives av fisketetthet og ulike fysiske miljøvariabler som er kjent for å påvirke veksten. For å fange opp variasjon mellom år og mellom stasjoner har jeg brukt et datamateriale som omfatter 9 stasjoner som er undersøkt i 7 år.

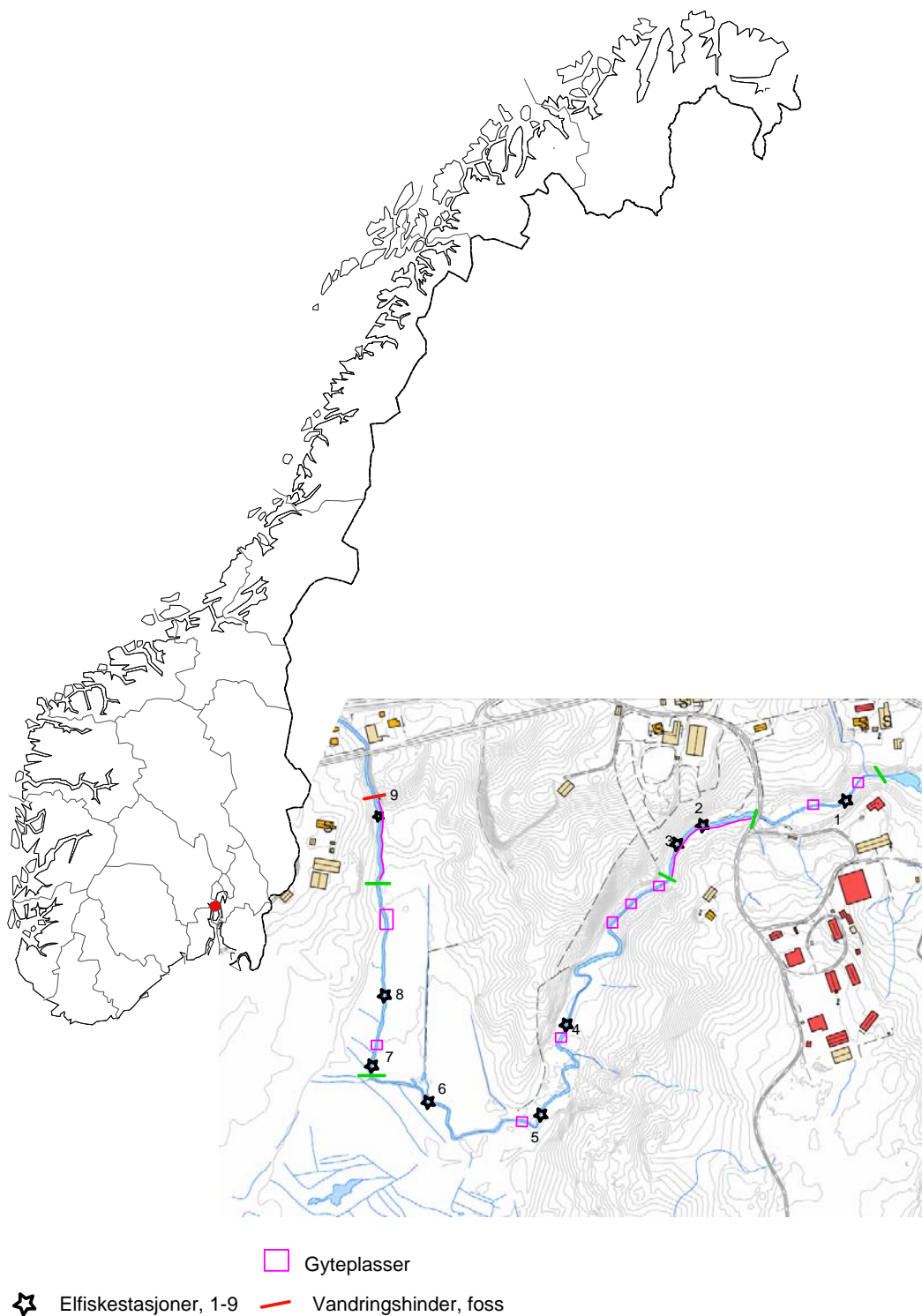
2. Områdebeskrivelse

Grobruelva er en den øvre delen av Årosvassdraget, og renner i sin helhet i Lier kommune. Grobruelva renner ut i Ulvenvannet Elvas kilder ligger nordøst i kommunen. Det er ingen innsjøer i Grobruelvas nedbørsfelt som kan virke som flomdempende magasiner, og elvas hydrologiske regime er derfor variabelt med stor variasjon i maksimalflommene (Sæterbø, Syvertsen et al. 1998). Variasjonen i lavvannføring dempes noe av den store permeabiliteten i jorda i nedbørsfeltet, spesielt i perioder med lite regn. Ved utløpet av Grobruelva er nedbørsfeltet på 3.5 km².

Berggrunnen i den øvre delen av nedbørsfeltet er dominert av sedimentære bergarter fra kambrosilur, i den midtre delen av skifer/sandstein/kalkstein, mens nedbørsfeltet i sør er dominert av drammensgranitt (Anonym 2007). Berggrunnen er dekket av et tykt morenedekke avsatt under siste istid (Anonym 2007).

De nederste 1700 meterne av Grobruelva er tilgjengelig for ørret som vandrer opp fra Ulvenvannet. Det finnes kun ørret i Grobruelva, mens det i Ulvenvannet finnes ørret, mort, abbor, gjedde og ørekyte. På kartet (figur 2.1) er vandringshinderet (en foss) markert med en tykk rød strek.

Det meste av nedbørsfeltet til Grobruelva er skogsmark. Ca 10% er dyrket mark. Langs studieområdet er det gressproduksjon på jordene langs stasjon 7 og 9. Det er noe kornproduksjon, men disse jordene ligger et godt stykke fra elva og det er en godt utviklet kantsone mellom jordene og elva. Det er lite bebygd areal i nedbørsfeltet (< 5%).



Figur 2.1 Grobruelvas beliggenhet. Stasjoner er merket med stjerner og nummer. Elva renner fra stasjon 9 mot utløpet nedstrøms stasjon 1. Vandringshinderet (naturlig foss) er markert med en rød strek. Fossen ligger ca 100 meter oppstrøms stasjon 9.

3. Materialet og metoder

3.1 Fiskemateriale

Tidspunktet for feltarbeidet er lagt til siste del av september – oktober (se tabell 3.1) i perioden 1995-2001. I denne type vassdrag i Sørøst-Norge faller normalt temperaturen ned mot grensen for vekst (Elliott 1994) i dette tidsrommet, og det er rimelig og anta at vekstsesongen var avsluttet i Grobruelva ved tidspunkt for feltarbeidet. Høstflommene kommer også normalt etter denne perioden, slik at ved å velge denne perioden unngikk vi for en stor del problemet med å flytte tidspunkt for undersøkelse på grunn av flomvannføring.

I Grobruelva er ørret (*Salmo trutta*) eneste fiskeart som ble fanget i undersøkelsesperioden. I innsjøene nedstrøms finnes både ørekyte, abbor, mort og gjedde. I den nedre delene av elva er det stryk med høy vannhastighet som dominerer, og dette danner sannsynligvis en vannhastighetsbarriere for oppvandring av andre fiskearter.

Tabell 3.1 Totalt antall ørret fanget pr år fordelt på alderklassene.

År	Periode for elfiske	Antall 0+	Antall 1+	Antall >1+
1995	17.okt	160	87	60
1996	24. - 25. september	104	250	40
1997	20. - 21. september	250	88	55
1998	29 sept. - 2. oktober	320	160	33
1999	10. - 11 september	286	56	41
2000	27. - 30. september	268	35	18
2001	27. - 28. september	82	89	29
Totalt:		1470	765	276
Totalt hele materiale:		2511		

Feltarbeidet ble gjennomført av to eller tre personer som alle hadde god erfaring med bruk av elektrisk fiskeapparat. Det ble benyttet et bærbart apparat av FA3, ”Paulsen-typen”, fra firmaet Geomega AS. Apparatet gir en maksimal pulseffekt på 600 Watt, og varierende mellom 250-1200 volt ved belastning. Innstillingene for puls og strømstyrke ble valgt ut i fra den kombinasjonen som gav størst utslag på voltmeteret (Anonym 1992). Stasjonene ble overfisket med elektrisk fiskeapparat 3 ganger (Zippins metode) slik det er anbefalt i Bohlin et.al (Bohlin, S. et al. 1989). Tetthet, fangbarhet, varians og

standardfeil er beregnet pr stasjon for to grupper av fisk; 0+ og fisk større eller lik 1+. Metoden for tetthetsberegning er fyldig gjengitt i Bohlin (Bohlin, S. et al. 1989).

På noen stasjoner har det ikke latt seg gjøre og bruke Bohlins formel for tetthetsestimering fordi det for eksempel ble fanget 0 fisk på første fiskeomgang og så kanskje 2 og så 3 fisk på 2. og 3. fiskeomgang. Dette er stasjoner med lite fisk (færre enn 10 fanget) og de tilfellene har jeg benyttet meg av totalt antall fisk på stasjonen dividert på areal for stasjonen for å estimere tetthet. Fangbarhet, varians og standardfeil lar seg ikke beregne ved denne metoden. Tabell med tetthetsberegninger er gjengitt i appendix 1.

Sommeren 1999 ble stasjon 7 og 8 ødelagt av gravearbeider i elvekanalen. Habitatkvalitet (mengde skjul, substratfordeling og kanaltverrsnitt) ble sterkt forringet av dette inngrepet, og meget ulik forholdene før inngrep. Data for lengdevekst og tetthet for disse stasjonene er av den grunn utelatt i analysene for årene 1999, 2000 og 2001.

Det ble ikke benyttet stoppnett, noe som kan ha medført at noe fisk unnslopp nedstrøms ved start av elfisket eller oppstrøms ved avslutning av elfisket på den enkelte stasjonen. Bruken av stoppnett varierer for øvrig mye (Bohlin, S. et al. 1989), og et søk i relevant i litteratur gav ingen entydig anbefaling. I en undersøkelse fra 2004 som blant annet tar for seg effektiviteten av blokkeringsgarn for hindre utvandring fra en strekning som elfiskes, fant forfatterne at det var under 1 % av fisken som vandret ut (Peterson, Thurow et al. 2004). Det er derfor lite trolig at dette har hatt stor innvirkning på resultatene.

All fisk ble samlet i bøtter med oksygenert vann og deretter bedøvet med benzokain i ca 1 minutt slik det er anbefalt i Barlaup og Åtland (Barlaup and Åtland 1990).

Fisken ble lengdemålt til nærmeste m.m. fra snutespiss til halefinnens ytterste punkt i utspilt tilstand på et målebrett. Skjellprøver ble deretter forsiktig tatt med pinsett fra et området mellom midtlinjen og ryggfinnen (Dannevig and Høst 1931). Skjellene ble lagt på papir og gitt individuelle nummer. Fisken ble så overført til et kar med friskt vann og all fisk ble satt levende ut igjen etter prøvetagning. Fisken ble fordelt jevnt utover stasjonen.

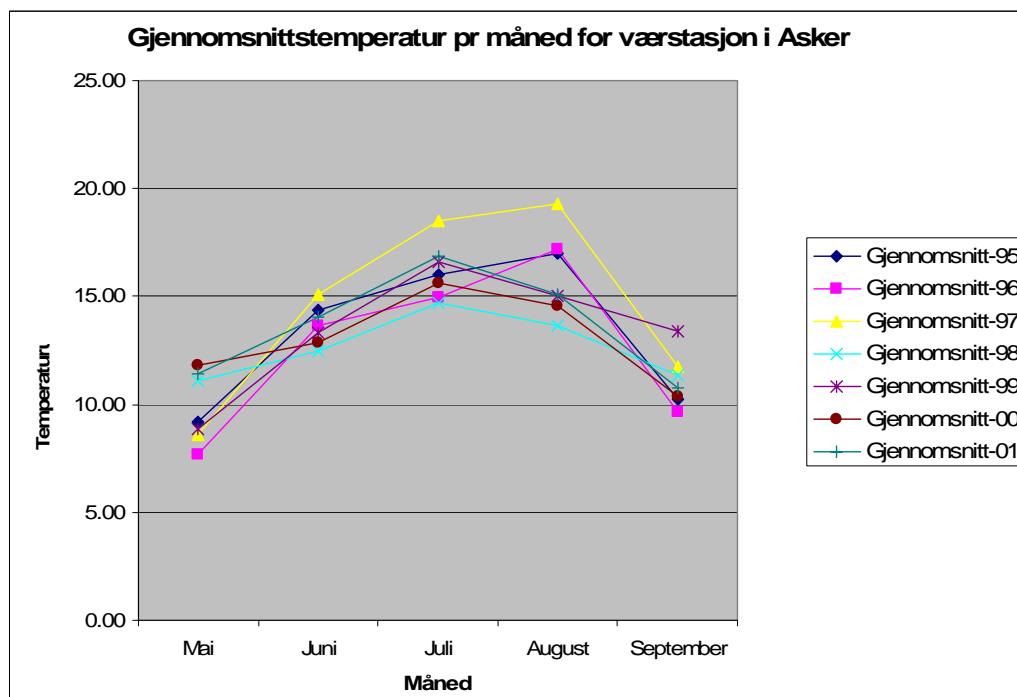
Alle skjellprøver er lest av minst en gang i en mikrofilmleser. For ørret egner skjell seg godt for å finne alder i populasjoner med god vekst (Jonsson 1976) hvor det dannes markerte soner mellom vinter og sommervekst. I det skjellmaterialet som ligger til grunn i denne oppgaven har det vært enkelt å finne vintersonene. For å sikre at fisk i størrelsesgruppene 7-9 cm blir gitt riktig alder er skjellene analysert to ganger. For de andre aldergruppene har dette ikke vært nødvendig.

3.2 Temperatur

Temperaturen ble ikke målt kontinuerlig i elva, og jeg har derfor benyttet temperaturdata fra den nærmeste værstasjonen som ligger i Asker, ca 5 km fra Grobruelva.

Luttemperatur og vanntemperatur følger hverandre tett (Crisp 2000), og det siden jeg skal se på vekst for ørret gjennom en hel sesong er det rimelig og anta at de relative forskjellene mellom årene fanges opp av gjennomsnittlig lufttemperatur fordelt pr måned.

Figur 3.1 viser at temperaturen varierer mellom år, og at 1997 var et varmere år i de viktigste vekstmånedene enn noen av de andre årene.



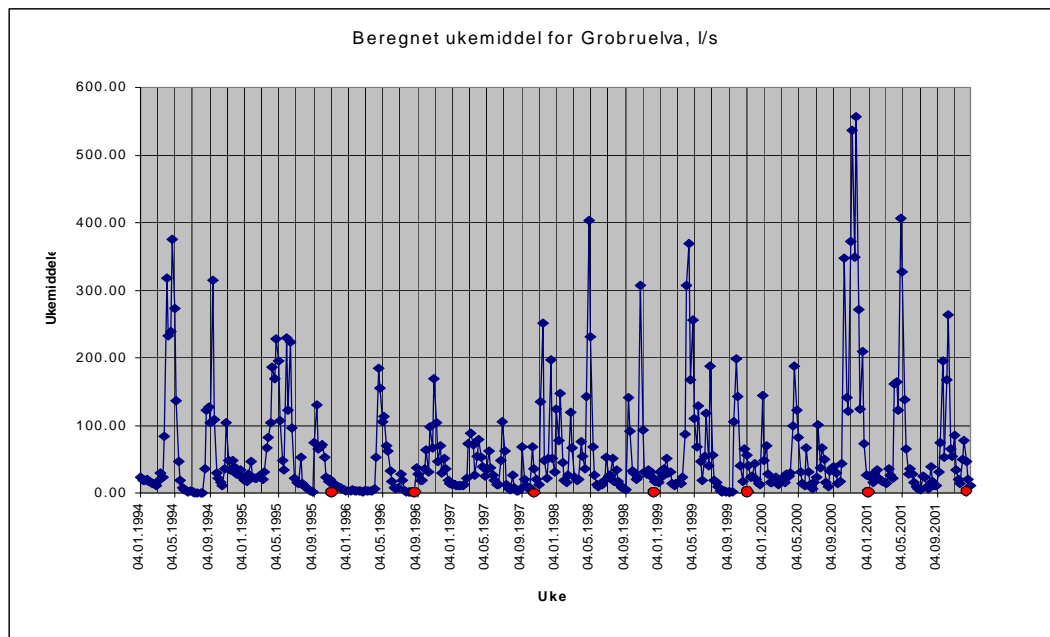
Figur 3.1 Temperatur i vekstsesongen ved Asker værstasjon.

3.3 Vannføring

Det ble ikke gjennomført systematisk vannføringsmålinger i Grobruelva, og jeg har derfor gjennomført en enkel beregning ukemiddelvannføringen for den aktuelle undersøkelsesperioden. Beregningen av vannføring i Grobruelva tar utgangspunkt i vannføringsdata fra to nærliggende nedbørsfelt med noenlunde samme feltkarakteristikker. De viktige parametrene er: nærhet til Grobruelva, tilnærmet likt maksimal høydeforskjell innenfor nedbørsfeltet, og med tilnærmet samme fordeling for de ulike arealkategoriene (skog, dyrket mark etc.).

Et gjennomsnitt av ukemiddelverdiene fra Fiskum (stasjonsnummer 12.193, nedbørfeltareal= 49,9 km², spesifikk avrenning = 21 l/s pr km²) og Sundbyfoss (stasjonsnummer 12.192, nedbørfeltareal= 79,9 km², spesifikk avrenning = 21 l/s pr km²) er korrigert for forskjellen i spesifikk avrenning i Grobruelva (17,6 l/s/km²). Omregningsfaktoren blir da $17,6/21 = 0,84$. For å finne et mål for ukemiddel må den spesifikke avrenningen ganges med feltarealet i Grobruelva som er 3.5 km². Figur 3.2 viser resultat av beregningene for perioden 1995-2001. Det er stor variasjon i vannføringen gjennom vekstsesongen for de ulike årene, men det er ingen år som skiller seg vesentlig ut med tanke på fravær av sommerflommer eller lange perioder med minimumsvannføring.

Vannføring påvirker fordelingen av tilgjengelig habitat og fiskens bruk av elva (Fausch 1984; Heggenes 1989; Heggenes and Saltveit 1992), og i analysene av hvordan dette påvirker vekst er den månedlige minimumsvannføringen i vekstsesongen (mai-august) benyttet. Minimumsvannføringen for ukemiddel er et resultat av lengre perioder med lav vannføring, og kan gi et bilde på hvordan veksten påvirkes i perioder med høy tetthet (på grunn av mindre vanndekket areal) og redusert tilgang på mat (mindre driv fordi vanngjennomstrømmingen er liten).



Figur 3.2 Beregnet ukemiddelvannføring for Grobruelva. De røde punktene er tidspunkt for gjennomføring av feltarbeid.

3.4 Fysisk beskrivelse av stasjonene.

I 1995 ble alle stasjonene målt opp og stasjonene avmerket på kart. Lengden ble målt langs elvekanten. Gjennomsnittsbredden er beregnet ut fra 3 målinger av vanndekket areal i tverrsnittet. Gjennomsnittsdyp ble målt midt på stasjonen (kun en måling pr. stasjon). Utbredelse av vannvegetasjon er vurdert subjektivt på en skala fra 1 (ikke noe vannvegetasjon) til 3 (dominert av vannvegetasjon). Kjempepiggnopp var dominerende art. Dominerende bunnsstrat på hver stasjon ble visuelt vurdert, og delt inn i to klasser; stein/grus og sand/leire. Dominerende kantvegetasjon ble notert, og denne bestod av gråor og hegg. Kantsonebredden er i ettertid (januar 2007) estimert fra kart og flyfoto. Flyfoto som er benyttet er fra 2003, men det har ikke vært vesentlig endring i form av utbygging eller hogst langs elva som medfører forskjeller i kantsonen mellom 2003 og undersøkelsesperioden (Erik Heibo, pers.med). Kantsonen er i databehandlingen kodet til 3 kategorier: 1= smal sone (0-2 meter, 2= middels sone (7 meter) og 3= bred sone (>10 meter som er ca en trehøyde). Makrovegetasjon ute i elva (hovedsakelig kjempepiggnopp) forekommer i ulik mengde på de forskjellige stasjonene. I tabellen er de angitt som: – fravær av makrovegetasjon, + litt makrovegetasjon (mindre enn ca 30%) og ++ tett makrovegetasjon (mer enn ca 30%).

Tabell 3.2 Fysiske beskrivelse av de 9 stasjonene i Grobruelva. Målingene ble gjort høsten 1995. Stasjon 9 hadde et redusert areal (54 m²) i 1999 og 2000).

Stasjoner									
Parameter	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Tresjikt	gråor/hegg	gråor/hegg		gråor			-		gråor
Stasjonsdybde (cm)	30	25	35	60	50	34	50	56	16
Stasjonsbredde (m)	5.4 (1.15)	3.5 (0.46)	3.5 (0.69)	4.3 (0.35)	4.4 (0.87)	3.6 (0.06)	2.9 (0.32)	3 (0.25)	5.2 (0.72)
Bunnsstrat	grus/stein	grus/stein	grus/stein	sand/leire	sand/leire	sand/leire	sand/leire	sand/leire	grus/stein
Makrovegetasjon	-	-	-	+	+	+	++	++	-
Kantvegetasjon, bredde fra elva (m)	20 m	25 m	25 m	30 m	30 m	30 m	2 m	2 m	7 m
Elfisket areal (m ²)	76	77	40	65	154	72	58	51	104

3.5 Statistiske analyser

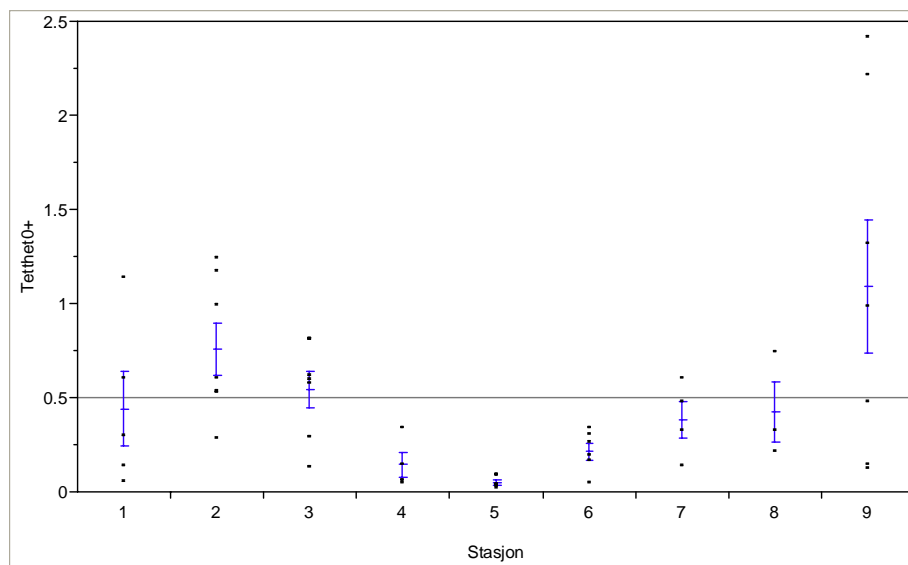
Alle fiskedata (alder, tetthet, lengde) og data fra de fysiske variablene er behandlet i statistikkprogrammet JMP (SAS-Institute 2000). Data er om nødvendig log-transformert for å tilfredsstille forutsetningene om homogen varians og normalfordeling for en ANOVA-analyse. Det er kun benyttet data fra stasjoner med 3 eller flere fisk.

For å teste for en mulig sammenheng mellom tetthet og gjennomsnittelig lengde til 0+ ørret ved vekstsesongens slutt benyttet jeg meg av enkel regresjonsanalyse. For å finne den beste modellen sammenlignet jeg en regresjon med uttransformerte verdier mot den modell der begge variabler var log-transformert. I andre studier som har tatt for seg tetthetsavhengig vekst (Jenkins, Diehl et al. 1999; Imre, Grant et al. 2005) er det en negativ power-funksjon som passer best til denne type data (i Imres datasett varierte r^2 mellom 0.42 og 0.97). Den modellen som gav høyest forklaringsgrad ble valgt, og ble lagt til grunn for videre analyser. Neste trinn i analysene var å teste for unike effekter av år og stasjon. Dette ble gjort med en to-veis ANOVA-analyse. Tilslutt ble en ANCOVA-modell konstruert med de ulike kovariatene jeg har som kan erstatte år (vannføring, temperatur) og stasjon (fisketetthet, bunnssubstrat, kantvegetasjon, stasjonsdybde og – bredde). Den modellen med høyest forklaringsgrad (høyest R^2 verdi) ble så valgt for å forklare 0+-lengdene ved vekstsesongens avslutning.

4. Resultat

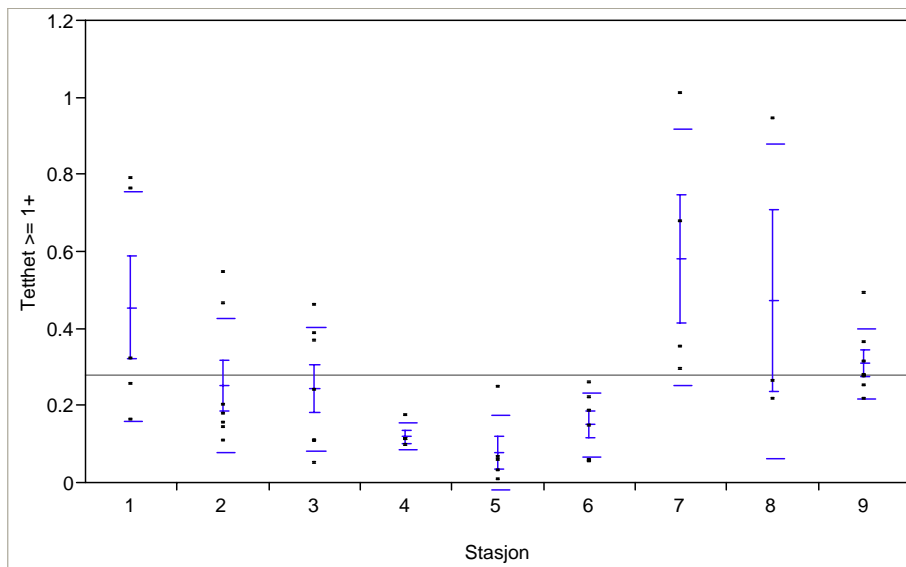
Det var stor variasjon i tettheten av 0+ ørret på de ulike stasjoner og mellom år. Det var en signifikant forskjell i 0+- tetthet mellom de ulike stasjonene ($F_8=3.202$, $P=0.0069$, $r^2=0.396$) som vist i figur 4.1. Figur 4.2 viser at det også er en signifikant forskjell i $\geq 1+$ tetthet mellom de ulike stasjonene ($F_{8,39}=3.487$, $P=0.004$, $r^2=0.42$). Merk forskjellen i skala på y-aksen i figur 4.1 og 4.2.

Figurene viser noenlunde det samme mønsteret, for både 0+- og $\geq 1+$ -tetthet. Det var lave 0+-tettheter for stasjonene 4-6, mens stasjon 9 hadde meget stor tetthetsvariasjon. Stasjonen ligger rett ved den øverste gyteplassen. Denne gyteplassen ble brukt i varierende grad (egne observasjoner), og variasjonen hang sannsynligvis sammen med bruken av gyteplassen og ulik grav av rekrutteringssuksess.



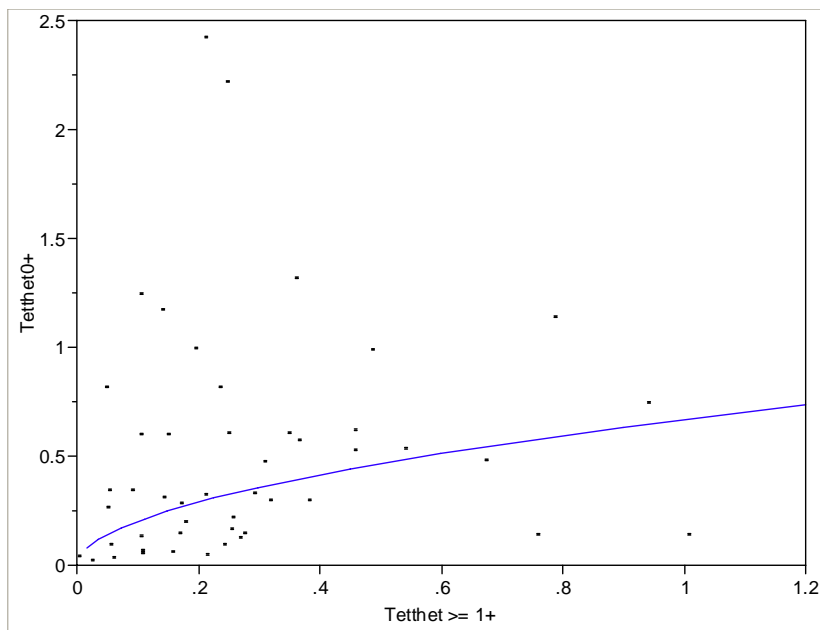
Figur 4.1 Tetthet av 0+ ørret på de 9 stasjonene i Grobruelva i undersøkelsesperioden 1995-2001. Gjennomsnittet med standardfeil er merket med blå streker, og totalgjennomsnittet er markert med en grå linje.

For ørret større enn 1 år (se figur 4.2) var det også lav tetthet for stasjon 4-6. Stasjon 1, 7 og 8 hadde imidlertid stor variasjon i tetthet. For Stasjon 7 og 8 hang dette sammen med data fra 1997. Det året var det mer vannvegetasjon og skjul på disse stasjonene, enn det som var tilfellet for de andre årene som jeg har data for på disse to stasjonene og kan være forklaring på at det er høyere tetthet på stasjonene 7 og 8 i 1997.



Figur 4.2. Tetthet av $\geq 1+$ ørret på de 9 stasjonene i Grobruelva i undersøkelsesperioden 1995-2001. Gjennomsnittet med standardfeil er merket med blå streker, og totalgjennomsnittet er markert med en grå linje.

Tettheten av 0+ og eldre fisk på de ulike stasjonene var svakt, positivt korrelert ($P=0.0023$, $r^2=0.18$, $N=48$). Det var stor variasjon i data og lite punkter med høy tetthet av $\geq 1+$.



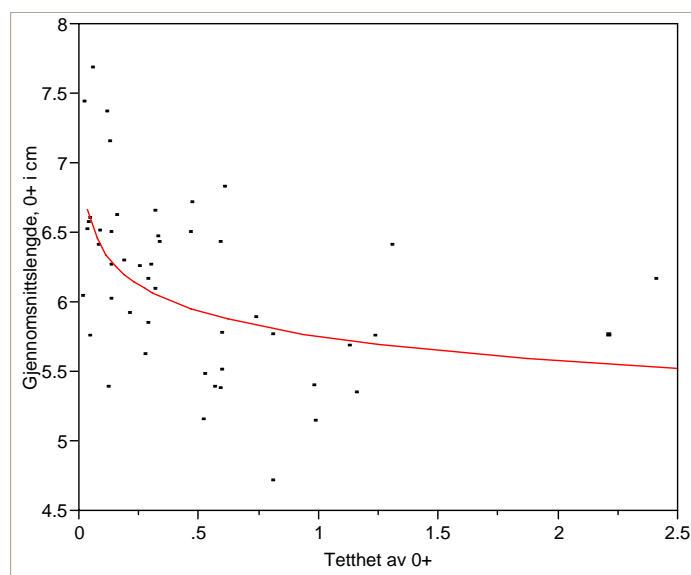
Figur 4.3. Sammenheng mellom tetthet av eldre ørret og $\geq 1+$ ørret i Grobruelva for undersøkelsesperioden 1995-2001. Den blå linjen er $\text{Log}(\text{Tetthet}0+) = -0.394668 + 0.5203308 \text{ Log}(\text{Tetthet} \geq 1+)$.

Lengden til 0+ ørret varierte mye mellom år innen stasjon og mellom stasjonene innen år (Tabell 4.1). På stasjon 1-3 var fisken gjennomgående mindre ved vekstsesongens slutt enn på de andre stasjonene, og det var stor variasjon. Det var ingen signifikant forskjell mellom årene på stasjon 6. Totalt var effekten av år og stasjon signifikant (To-veis ANOVA, $F_{14,33}=10.41$, $P<0.0001$) og denne modellen forklarte 82 % av totalvariasjonen i materialet for lengdefordeling av årsyngelen.

Tabell 4.1 Lengdefordeling for 0+ på alle stasjonene pr år. ANOVA-analysene er gjort mellom stasjoner (resultatet i bunn av tabellen) og mellom år pr stasjon (resultat til høyre i tabellen).

Stasjon	1995			1996			1997			1998			1999			2000			2001			ANOVA	
	Gjennomsnitt	+SD	N	Gjennomsnitt	+SD	N	Gjennomsnitt	+SD	N	Gjennomsnitt	+SD	N	Gjennomsnitt	+SD	N	Gjennomsnitt	+SD	N	Gjennomsnitt	+SD	N	F-verdi	P
1	5.51	0.74	37	7.14	1.32	7	5.84	0.77	21	5.68	0.71	78	5.75	0.59	4	6.5	0.283	2	8	-	1	6.579	<0.0001
2	5.15	1.02	20	5.47	1.12	35	5.61	0.95	21	5.14	0.7	61	5.35	0.44	84	5.75	0.77	77	6.42	0.86	43	14.49	<0.0001
3	4.71	0.57	11	6.16	1.34	10	5.38	0.87	5	5.38	0.68	19	5.38	0.33	22	5.76	0.63	30	6.82	0.71	22	15.35	<0.0001
4	6.43	0.72	19	-	-	-	7.68	0.53	4	6.6	0.5	3	6.5	0.44	9	6.75	0.354	2	6.2	-	1	2.87	0.03
5	6.51	0.5	13	8.05	0.07	2	7.43	0.7	4	6.03	1.56	3	6.41	0.47	13	6.52	0.68	5	6.9	-	1	3.28	0.012
6	6.26	0.83	19	6.02	0.49	6	6.46	0.98	23	6.29	0.89	14	6.25	0.58	18	6.62	0.94	11	-	-	-	0.405	0.84
7	6.08	0.93	17	6.02	0.49	6	6.71	0.66	26	5.77	0.97	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.063	0.0009
8	5.91	0.65	10	7.10	1.84	2	6.64	0.74	16	5.88	0.89	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.033	0.011
9	6.26	0.58	14	6.49	0.70	39	6.4	0.81	131	5.39	0.4	76	6.16	0.59	119	5.75	0.75	103	7.36	0.43	12	32.53	<0.0001
ANOVA	9.96			5.322			7.023			7.52			30.217			3.887			3.67				
F-verdi	<0.0001			<0.0001			<0.0001			<0.0001			<0.0001			0.001			0.0051				
P																							

Det var en svak men signifikant sammenheng mellom tetthet av 0+ og lengdeveksten. Først ble en lineær regresjonskurve laget ($r^2=0.15$, $N=48$, $P=0.0063$), men den forklarte mindre av variasjonen enn en log-log transformert kurve ($r^2=0.26$, $N=48$, $P=0.0002$). I de videre analysene vil logLengde og LogTetthet (0+) bli brukt.



Figur 4.4 Sammenhengen mellom 0+ lengder og tetthet av 0+. Det er kun benyttet data fra stasjoner med mer enn 3 fisk. $\text{Log}(\text{Lengde } 0+) = 1.750 - 0.045 \text{ Log}(\text{Tetthet av } 0+)$.

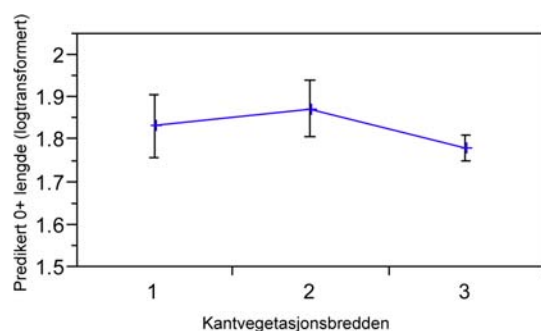
Det var ingen signifikant effekt av $\geq 1+$ tetthet på 0+ lengdene ved vekstsesongens slutt ($N=47$, $F=1,13$, $P=0.293$).

For å undersøke hvilke variabler (både biotiske og abiotiske) som gir størst forklaring av vekstvariasjonen for årsyngelen, konstruerte jeg en modell med lengden for 0+ som y-variabel og de ulike biotiske og abiotiske variablene (0+ og $\geq 1+$ tetthet, vannføring, temperatur, kantvegetasjon, stasjonsdyp, stasjonsbredde, og substratsammensetning). Først ble alle variabler satt inn i modellen, og ikke signifikante variabler ble tatt vekk slik at jeg til slutt satt igjen med den modell som forklarte mest av variasjonen i lengdefordelingen for 0+.

Den modellen som forklarte mest av variasjonen er sammensatt av følgende kovariatene 0+ tetthet, gjennomsnittstemperaturen i juli og av variabelen kantvegetasjonsbredde (ANCOVA, $N=47$, $F_{4,42}=7.55$, $P=0.0001$, $r^2=0.42$), se tabell 4.2. Denne modellen forklarte 42 % av variasjonen i lengdefordelingen av 0+, mens en modell med kun stasjon og år forklarte 82 %. Det var en negativ sammenheng mellom 0+ lengde og 0+ tetthet, en svak positiv sammenheng mellom gjennomsnittstemperaturen i juli. Kantsonens effekt er mer sammensatt, se figur 4.5. Her hadde en middels bred kantsone størst positiv effekt på veksten.

Tabell 4.2 Parameterestimer fra ANCOVA-modellen som forklarer mest av lengdevariasjonen for 0+.

Variabel	DF	Sum of Squares	F-verdi	P
Ln tetthet 0+	1	0.160	22.979	<.0001
Kantvegetasjon	2	0.049	3.532	0.0382
Ln Temperatur juli	1	0.034	4.859	0.033
Term	Estimate	Std Error	P	
Intercept	0.821	0.426	0.0605	
Ln tetthet 0+	-0.055	0.011	<.0001	
Kantvegetasjon[1]	0.004	0.027	0.8731	
Kantvegetasjon[2]	0.044	0.026	0.0934	
Ln Temperatur juli	0.337	0.153	0.033	



Figur 4.5. Least square means estimator for kantvegetasjon. Kantvegetasjonens innvirkning på 0+ lengde. Bredden er delt inn i 3 kategorier, 1= < 2 meter bred, uten busker, 2= 5-10 meter bred med busker og trær, 3= > 10 meter bredde med busker og trær.

5. Diskusjon

I dette studiet har jeg funnet at det er en klar og signifikant sammenheng mellom tetthet av 0+ og lengdevæksten for årsyngelen. Det er stor variasjon i veksten mellom år og mellom de ulike stasjonene, og tetthet er den variabelen med den beste forklaringsgraden. Temperatur og bredden på kantvegetasjonssonen forklarer også en del av variasjonen i materialet.

Tetthetseffekten er størst ved lave tettheter. Denne effekten har også andre undersøkelser vist (Jenkins, Diehl et al. 1999; Lobon-Cervia 2007), og mine analyser støtter opp under det de har funnet. Siden ørret yngel er territoriell kan denne effekten muligens forklares med at økt tetthet ved lave tettheter gir større konkurranse om gode territorier (god tilgang på mat, skjul og energetisk profitable standplasser). Den fisken som ikke klarer konkurransen om de gode territoriene må velge et område av dårligere kvalitet, og vil ikke kunne opprettholde samme vekst som fisk med gode territorier (Newman 1993). Det vil si at den følte effekten for fisken av å øke tetthet med en verdi (for eksempel fra 0.1-0.2 fisk pr m^2) resulterer i en større forandring (pga av mangel på gode territorier) pr enhet tetthetsøkning i områder med relativt dårlig habitatkvalitet i forhold til i et område med god habitatkvalitet. En slik effekt vil kunne forklares best med en negativ log-log transformert kurve.

Denne effekten kan ”maskeres” dersom det er mye forflytning (over lengre strekninger, typisk > 100 meter) slik at yngelen kan oppsøke bedre habitatpatcher. Data fra andre studier (blant annet merkeforsøk) viser at 0+ og 1+ fisk er stedbundne (Bridcut and Giller 1993; Rodriguez 2002; Vøllestad, Olsen et al. 2002; Torgersen 2006), og det er etter min mening lite trolig at dette er vesentlig forskjellig i Grobruelva.

Den store variasjonen i 0+-lengder ved slutten av vekstsesongen forklares i stor grad av effekten av år og stasjon (82 %). Denne variasjonen kan henge sammen med mange variabler. Økt egg størrelse kan gi økt yngelstørrelse (Lobón-Cervia 2000) ved klekking, og denne størrelsesfordelen kan vedvare ut første vekstsesong (Lobón-Cervia 2000). Den årlige variasjonen som jeg har i mine data kan derfor til en viss grad styres av variasjon i

eggstørrelse, noe som jeg ikke har data for. Av de variablene jeg har som kan erstatte år som forklaringsvariabel er det kun julitemperatur som i tillegg til 0+-tetthet er signifikant. Temperatur er en viktig faktor som styrer vekst i en ørretbestand (Jensen 1990). I 1997 var det gjennomgående en høyere temperatur i vekstsesongen enn i de andre årene. Det var en middels mengde 0+ i elva det året (se tabell 3.1). 0+ lengde ved vekstsesongens slutt var i gjennomsnitt 6.4 cm målt for alle stasjonene i elva, men det er ikke signifikant høyere enn de andre stasjonene. Temperaturen bidrar altså positivt i forhold til vekst når jeg ser hele materialet under ett, men ikke så mye at for eksempel veksten i 1997 blir større enn de andre årene.

Mine temperaturdata er beregnet på grunnlag av data fra en nærliggende værstasjon, og det er sannsynlig at ved å bruke reelle temperaturdata fra Grobruelva, ville jeg fått en bedre forklaringsgrad for denne variabelen. Det samme gjelder for vannføring.

Variasjonen i vannføring i vekstperioden for ørret i Grobruelva kunne ikke forklare den målte lengdevariasjonen. Det kan tenkes at det er lokale forskjeller i vannføringsregimet mellom de stasjonene som jeg har brukt for å beregne ukemiddel og Grobruelva som jeg ikke har fanget opp, og som bidrar til at vannføring ikke er en signifikant forklaringsvariabel.

Det er normalt også stor variasjon i næringstilgang i en elv (se kapittel 5 i Petts and Calow 1996 og Aagaard, Solem et al. 2004). Dette gjelder både mellom år og mellom ulike deler av et vassdrag. Næringstilgangen er viktig for vekst (Elliott 1994). Jeg har ikke data for næringstilgangen i Grobruelva, og det er sannsynlig at en del av forskjellen i forklaringsgrad mellom den enkle modellen med år og stasjon vs modellen med 0+-tetthet, temperatur og kantvegetasjon ligger i variasjonen i næringstilgang.

Habitatkvaliteten kan påvirke veksten (Fausch 1984). Variasjon i dyp, forskjeller i bunnsubstrat, mengden skjul, varierende vannhastighet etc. gir et variert habitattilbud innenfor et begrenset område. Noen områder har mye habitattilbud som ligger nært opp til det som ørret preferer, mens andre områder har lite. Måling av habitat som gjenspeiler de kravene ørret har er vanskelig (Heggenes 1989; Heggenes and Saltveit 1992). De enkle målene jeg har (dybde, bredde, type bunnsubstrat) var ikke signifikante i forhold til å kunne forklare noe av lengdevariasjonen som jeg har målt i Grobruelva. Sannsynligvis

fordi jeg ikke har målt med god nok oppløsning (for få data) og at jeg ikke har data som kan kvantifisere det reelle habitattilbudet på de forskjellige stasjonene. Torgersen (2006) har for eksempel et omfattende datasett som blant annet inkluderer dybde, bredde, mengden overhengende vegetasjon (som et mål på skjul), men finner ingen klar sammenheng mellom disse fysiske variablene og vekst for ørret i sin studie.

I tillegg til de fysiske forholdene i elvekanalen, kan også kantsonevegetasjonens bredde påvirke vekst. Lobon Cervia (Lobón-Cervía 2000) fant en negativ sammenheng mellom mengde overhengende vegetasjon (canopy) og fiskelengde. I mitt materiale finner jeg at middels bredde gav positiv effekt på vekst, mens en bredere sone hadde en negativ effekt på 0+ lengden. Små elver slik som Grobruelva mottar mye av næringen fra kantvegetasjonen. Det kan være pga av insekter som faller ned fra vegetasjonen og ut i elva, men den viktigste næringen er død kvist og blader som danner grunnlaget for invertebratgrupper som er viktige næringsdyr for ørret (Crisp 2000). Det foregår også primærproduksjon i små elver, og den gir grunnlag for andre type invertebratgrupper. På områder med smale kantvegetasjonssoner kan det resultere i en mer sammensatt bunndyrfauna (flere funksjonelle grupper) som benytter et større næringspekter enn i områder med tett vegetasjon og lite autokotont produsert næring. Dette kan så resultere i bedre vekstvilkår for fisk. Det er imidlertid kun en stasjon (stasjon 9) som tilhører kategorien ”middels bredde” noe som gjør at denne effekten kan være en tilfeldighet. Det er blant annet denne stasjonen som har den største variasjon i tetthet, noe som sannsynligvis henger sammen med variasjon i gytesuksess.

Det er ingen sammenheng mellom tetthet av ørret $\geq 1+$ og lengdefordelingen av 0+, selv om de oppholder seg i det samme habitatet. Ørretyngel i de første to årsklassene har stort overlapp i næringsopptak (Jenkins, Diehl et al. 1999), og bruker det samme habitatet (Heggenes 1989) opp til ca 2 års alder. De største ørretene er også potensielle predatorer på 0+ (Nordwall, Näslund et al. 2001; Vik, Borgstrøm et al. 2001). Jeg forventet derfor å finne en negativ effekt av tetthet av større ørretyngel på lengdefordelingen av 0+, men det var ingen signifikant sammenheng her. Dette kan kanskje forklares med at de ulike årsklassene bruker forskjellig habitat innenfor et område slik at konkurransen om territorier ikke blir sterk mellom 0+ og eldre fisk. Det kan dog fremdeles være slik at større ørret har en innflytelse på 0+ i Grobruelva, men at denne effekten ikke vises på

veksten. Vik et.al. (Vik, Borgstrøm et al. 2001) har jo vist til dels stor 0+ mortalitet pga. kannibalisme fra større ørret. Denne mekanismen kan også gjøre seg gjeldende i Grobruelva, men jeg ikke har mål på mortalitet for 0+ og ernæring for større ørret som kan støtte opp om noen utsagn om dette.

6. Konklusjon

Jeg har brukt en dataserie som består av 9 stasjoner fordelt på 7 år for å undersøke om det er en tetthetsavhengig effekt på 0+ lengdevekst. Lengdevariasjonen for 0+ populasjonen ved vekstsesongens slutt forklares best med en modell bestående av år og stasjon (modell 1), men dette gir ingen forklaring på hva som ligger bak denne variasjonen. En modell som består av variasjon i 0+ tetthet (negativ effekt), temperatur i juli (positiv effekt) og bredden på kantvegetasjonen (modell 2) gir den beste biologiske forklaringen på variasjonen i lengde for 0+. Effekten av 0+ tetthet på 0+ lengde forklares best med en negativ power-funksjon.

Forskjellen i forklaringsgrad mellom modell 1 og 2 kan henge sammen med at presisjonen for mine habitatvariabler som kunne forklart effekten av stasjon ikke er gode nok eller at jeg ikke har hatt med data for de riktige habitatvariablene. Den store variasjonen mellom år kunne kanskje også blitt bedre forklart dersom jeg hadde hatt temperatur og vannføringsmålinger fra Grobruelva og ikke beregnede data. Et annet moment er variasjon i næringstilgang som sannsynligvis også er en faktor som kan forklare en del av variasjonen i lengde fordelingen for 0+. Jeg fant ingen støtte for at det er en sammenheng mellom tetthet av eldre ørret ($\geq 1+$) og lengdene for 0+ ved vekstsesongens slutt.

Referanser

- Anonym (1992). Bruksanvisning for elektrisk fiskeapparat. Trondheim, Geomega AS: 6.
- Anonym (2007). Berggrunnsgeologidatabasen, Norges Geologiske Undersøkelser.
- Anonym (2007). Lømassedatabasen, Norges Geologiske Undersøkelser.
- Bachman, R. A. (1984). "Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream." Transactions of the American Fisheries Society **113**: 1-32.
- Barlaup, B. and Å. Åtland (1990). Merking og bedøving av fisk - en statusrapport. Bergen, Laboratorium for ferskvannsökologi og innlandsfiske, Zoologisk museum, Universitetet i Bergen: 54.
- Bohlin, T., H. S., et al. (1989). "Electrofishing - Theory and practice with special emphasis on salmonids." Hydrobiologia **173**: 9-43.
- Bridcut, E. E. and P. S. Giller (1993). "Movement and site fidelity in young brown trout *Salmo trutta* populations in a southern Irish stream." Journal of Fish Biology **43**: 889-899.
- Cren, E. D. L. Some examples of the mechanisms that control the population dynamics of salmonid fish: 125-135.
- Crisp, D. T. (2000). Trout and salmon. Ecology, conservation and rehabilitation. Oxford, Blackwell Science.
- Dannevig, A. and P. Høst (1931). "Sources of error in computing 11-12 etc. from scales taken from different parts of the fish." Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer **6**: 64-93.
- Elliott, J. M. (1994). Quantitative ecology and the brown trout. Oxford, Oxford University Press.
- Elliott, J. M., M. A. Hurley, et al. (1997). "Variable effects of droughts on the density of a sea-trout *Salmo trutta* population over 30 years." Journal of Applied Ecology **34**: 1229-1238.
- Fausch, K. D. (1984). "Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain." Canadian Journal of Zoology **62**: 441-451.
- Grant, J. W. A. and I. Imre (2005). "Patterns of density-dependent growth in juvenile stream dwelling salmonids." Journal of Fish Biology **67**(Supplement B): 100-110.

- Grant, J. W. A. and D. L. Kramer (1990). "Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **47**: 1724-1737.
- Heggenes, J. (1989). "Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems." Nordic Journal of Freshwater Research **64**: 74-90.
- Heggenes, J. and S. J. Saltveit (1992). Vassdragssimulator. Økologiske data på fisk og bunndyr. Del 2. Temperatur- og habitatmodeller for bunndyr og fisk i rennende vann. Oslo, Laboratorium for ferskvannsøkologi og innlandsfiske, Zoologisk museum, Universitetet i Oslo: 48.
- Imre, I., J. W. A. Grant, et al. (2005). "Density-dependent growth of young-of-the year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick." Journal of Animal Ecology **74**: 508-516.
- Jenkins, T. M., S. Diehl, et al. (1999). "Effects of population density on individual growth of brown trout in streams." Ecology **80**(3): 941-956.
- Jensen, A. J. (1990). "Growth of young migratory brown trout *Salmo trutta* correlated with water temperature in Norwegian rivers." Journal of Animal Ecology **59**: 603-614.
- Jonsson, B. (1976). "Comparison of scales and otoliths for age determination in brown trout, *Salmo trutta*." Norwegian Journal of Zoology **24**: 295-301.
- Kalleberg, H. (1958). "Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* and *Salmo trutta*)." Institute of freshwater research Drottningholm **39**: 55-98.
- Lobon-Cervia, J. (2007). "Density-dependent growth in stream-living brown trout *Salmo trutta* L." Functional Ecology **21**: 117-124.
- Lobón-Cerviá, J. (2000). "Determinants of parr size variations within a population of brown trout *Salmo trutta* L." Ecology of Freshwater Fish **9**: 92-102.
- Lobón-Cerviá, J. (2005). "The importance of recruitment for the production dynamics of stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta*)." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**: 2484-2493.
- Lobón-Cerviá, J. and E. Mortensen (2005). "Population size in stream-living juveniles of lake-migratory brown trout *Salmo trutta* L. : the importance of stream discharge and temperature." Ecology of Freshwater Fish **14**: 394-401.
- Newman, R. M. (1993). "A conceptual model for examining density dependence in the growth of stream trout." Ecology of Freshwater Fish **2**: 121-131.
- Nordwall, F., I. Näslund, et al. (2001). "Intercohort competition effects on survival, movement and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in Swedish streams." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science **58**: 2298-2308.

Näslund, I., E. Degerman, et al. (1998). "Brown trout (*Salmo trutta*) habitat use and life history in Swedish streams: possible effects of biotic interactions." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science **55**: 1034-1042.

Peterson, J. T., R. F. Thurow, et al. (2004). "An evaluation of multipass electrofishing for estimating the abundance of stream-dwelling salmonids." Transactions of the American Fisheries Society **133**: 462-475.

Petts, G. and P. Calow (1996). River biota. Diversity and dynamics. Oxford, Blackwell Science.

Post, J. R., E. A. Parkinson, et al. (1999). "Density dependent processes in structured fish populations. interaction strengths in whole-lake experiments." Ecological Monographs **69**: 155-175.

Rodriguez, M. A. (2002). "Restricted movement in stream fish: the paradigm is incomplete, not lost." Ecology **83**(1): 1-13.

SAS-Institute (2000). JMP Statistical Discovery Software, SAS Institute.

Sæterbø, E., L. Syvertsen, et al., Eds. (1998). Vassdragshåndboka. Trondheim, Tapir.

Torgersen, P. (2006). Growth variation in brown trout *Salmo trutta* across small spatial scales: effects of density dependence and habitat quality? Department of Biology. Oslo, University of Oslo. **Masteroppgave**, 44 sider.

Vik, J. O., R. Borgstrøm, et al. (2001). "Cannibalism governing mortality of juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a regulated stream." Regulated Rivers: Research & Management **17**: 583-594.

Vøllestad, L. A., E. M. Olsen, et al. (2002). "Growth-rate variation in brown trout in small neighbouring streams: evidence for density-dependence." Journal of Fish Biology **61**: 1513-1527.

Wootton, R. J. (1991). Ecology of teleost fishes. London, Chapman & Hall.

Østbye, K. and E. Heibo (2000). Yngelproduksjon på Grobruelva og registrering av gytebekker for storørrestammen i Dikemarksvassdraget (Ulvenvannet, Nordvannet, Verkensvannet og Svinsjøen). Drammen, Fylkesmannen i Buskerud - Miljøvern avdelingen: 19.

Aagaard, K., J. O. Solem, et al. (2004). "Studies of aquatic insects in the Atna River 1987 – 2002." Hydrobiologia **521**: 87-105.

Appendix 1

Tabellen oppsummerer tetthetsdata fra Grobruelva i perioden 1995-2001. Verdier merket med gult er beregnet tetthet (antall fisk fanget/areal) og denne metoden gir ikke mulighet til å angi standardfeil og fangbarhet. Verdier er merket med oransje farge er for stasjoner med få fisk (færre enn 4 fisk) og disse stasjonene er tatt ut i analysene. I årene 1999-2001 er stasjon 7 og 8 tatt ut av analysene siden habitatet var sterkt forandret som følge av graving i elva på disse to stasjonene.

År		1995	1995	1995	1995	1995	1995	1995	1995	1995
Stasjon		1	2	3	4	5	6	7	8	9
0+ tetthet	N - antall fisk	37	20	11	19	13	19	17	10	14
	Tetthet pr m2	0.604	0.526	0.812	0.339	0.090	0.303	0.325	0.214	0.142
	Standardfeil tetthet	0.102	0.457	1.792	0.055	0.010	0.050	0.044	0.032	0.013
	Fangbarhet	0.425	0.203	0.128	0.493	0.600	0.493	0.539	0.566	0.629
>=1+ tetthet	N - antall fisk	18	32	7	10	15	10	17	10	28
	Tetthet fisk pr m2	0.253	0.461	0.237	0.093	0.058	0.145	0.294	0.260	0.277
	Standardfeil	0.615	0.537	0.358	0.373	-	0.653	0.841	0.373	0.690
	Fangbarhet	0.022	0.046	0.133	0.060	-	0.013	0.005	0.112	0.012
		1996	1996	1996	1996	1996	1996	1996	1996	1996
Stasjon		1	2	3	4	5	6	7	8	9
0+ tetthet	N - antall fisk	7	35	10	0	2	3	7	2	39
	Tetthet pr m2	0.134	0.528	0.291	0.000	0.013	0.005	0.138	0.058	0.473
	Standardfeil tetthet	0.028	0.056	0.073	-	-	-	0.036	-	0.096
	Fangbarhet	0.515	0.515	0.473	-	-	-	0.500	-	0.389
>=1+ tetthet	N - antall fisk	57	41	13	23	35	15	58	22	24
	Tetthet fisk pr m2	0.760	0.544	0.384	0.357	0.266	0.217	1.010	0.483	0.311
	Standardfeil	0.798	0.724	0.458	0.919	0.473	0.653	0.787	0.524	0.364
	Fangbarhet	0.010	0.016	0.092	0.002	0.036	0.016	0.015	0.062	0.091
		1997	1997	1997	1997	1997	1997	1997	1997	1997
Stasjon		1	2	3	4	5	6	7	8	9
0+ tetthet	N - antall fisk	21	21	5	4	4	23	26	16	131
	Tetthet pr m2	0.293	0.280	0.130	0.062	0.028	0.337	0.479	0.320	1.313
	Standardfeil tetthet	0.021	0.012	0.017	0.000	0.007	0.024	0.037	0.014	0.033
	Fangbarhet	0.629	0.710	0.653	1.000	0.566	0.623	0.600	0.728	0.656
>=1+ tetthet	N - antall fisk	23	13	4	7	9	4	36	10	36
	Tetthet fisk pr m2	0.321	0.175	0.108	0.109	0.062	0.056	0.676	0.214	0.363
	Standardfeil	0.623	0.667	0.566	0.870	0.615	1.000	0.566	0.566	0.639
	Fangbarhet	0.023	0.013	0.026	0.002	0.008	0.000	0.054	0.032	0.019
		1998	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1998
Stasjon		1	2	3	4	5	6	7	8	9
0+ tetthet	N - antall fisk	79	62	19	3	3	14	33	33	76
	Tetthet pr m2	1.132	0.990	0.571	0.048	0.019	0.194	0.599	0.742	0.984
	Standardfeil tetthet	0.066	0.127	0.123	0.006	0.000	-	0.034	0.091	0.145
	Fangbarhet	0.554	0.429	0.442	0.710	1.000	-	0.633	0.496	0.381
>=1+ tetthet	N - antall fisk	39	14	14	7	4	14	19	34	46
	Tetthet fisk pr m2	0.789	0.198	0.367	0.109	0.028	0.182	0.352	0.944	0.488
	Standardfeil	0.298	0.566	0.629	1.000	0.566	0.796	0.589	0.335	0.546
	Fangbarhet	0.265	0.025	0.033	0.000	0.007	0.005	0.034	0.273	0.038
		1999	1999	1999	1999	1999	1999	1999	1999	1999
Stasjon		1	2	3	4	5	6	7	8	9
0+ tetthet	N - antall fisk	4	84	22	9	13	18	-	-	119
	Tetthet pr m2	0.053	1.167	0.595	0.141	0.088	0.260	-	-	2.416
	Standardfeil tetthet	0.003	0.051	0.061	0.005	0.006	0.017	-	-	0.123
	Fangbarhet	0.780	0.598	0.566	0.803	0.667	0.663	-	-	0.539
>=1+ tetthet	N - antall fisk	12	11	4	11	29	3	-	-	11
	Tetthet fisk pr m2	0.159	0.143	0.108	0.171	0.246	0.053	-	-	0.215
	Standardfeil	1.000	0.837	0.566	0.837	0.383	0.407	-	-	0.606
	Fangbarhet	0.000	0.003	0.026	0.004	0.059	0.034	-	-	0.025
		2000	2000	2000	2000	2000	2000	2000	2000	2000
Stasjon		1	2	3	4	5	6	7	8	9
0+ tetthet	N - antall fisk	2	77	30	2	5	11	-	-	103
	Tetthet pr m2	0.029	1.240	0.812	0.031	0.038	0.163	-	-	2.214
	Standardfeil tetthet	0.010	0.144	0.071	0.000	0.014	0.019	-	-	0.175
	Fangbarhet	0.566	0.420	0.566	1.000	0.473	0.606	-	-	0.471
>=1+ tetthet	N - antall fisk	11	8	2	4	1	8	-	-	14
	Tetthet fisk pr m2	0.150	0.108	0.050	0.062	0.006	0.257	-	-	0.250
	Standardfeil	0.685	0.675	-	1.000	-	0.172	-	-	-
	Fangbarhet	0.011	0.010	-	0.000	-	0.448	-	-	-
		2001	2001	2001	2001	2001	2001	2001	2001	2001
Stasjon		1	2	3	4	5	6	7	8	9
0+ tetthet	N - antall fisk	1	43	22	1	1	0	-	-	12
	Tetthet pr m2	0.013	0.598	0.615	0.016	0.006	0.000	-	-	0.121
	Standardfeil tetthet	0.000	0.037	0.055	-	-	-	-	-	0.011
	Fangbarhet	1.000	0.597	0.585	-	0.000	-	-	-	0.639
>=1+ tetthet	N - antall fisk	27	8	8	13	9	6	-	-	26
	Tetthet fisk pr m2	0.385	0.152	0.460	0.215	0.066	0.085	-	-	0.272
	Standardfeil	0.582	0.319	0.172	0.600	0.515	0.710	-	-	0.566
	Fangbarhet	0.032	0.099	0.802	0.024	0.014	0.007	-	-	0.026